УДК 598.23:591.43

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ НАСЕКОМОЯДНЫХ И ЗЕРНОЯДНЫХ ПТИЦ

Н. П. Воронов

(Чувашский сельскохозяйственный институт)

В настоящее время придается большое значение изучению популяции животных как формы существования вида. При этом особое внимание обращается на «...изменчивость морфологических свойств слагающих популяцию животных в зависимости от общих свойств вида и условий существования отдельных внутривидовых форм» (Шварц, 1970, с. 6). Чтобы легче было заметить морфологические особенности начальных фаз дивергенции в популяции, необходимо, по нашему мнению, сначала установить явно выраженные морфологические признаки, сформировавшиеся у вида в течение длительного времени, а затем по принципу обратной связи найти эти признаки у особей данной популяции.

Примером резко выраженной морфологической адаптации может служить пищеварительная система насекомоядных и зерноядных птиц, адаптировавшихся к различным видам корма. Стриж черный (*Apus apus* L.), береговая ласточка (*Riparia riparia* L.) и их птенцы питаются насекомыми воздуха (преимущественно двукрылыми); трясогузка белая (*Motacilla alba* L.) — долгоносиками (Curculionidae), жужелицами (Carabidae), мухами (Muscidae), муравьями (Formicidae), гусеницами бабочек (Lepidoptera); скворец обыкновенный (*Sturnus vulgaris* L.) летом питается насекомыми, а осенью ягодами и плодами. Дубонос (*Coccothraustes coccothraustes* L.), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* L.), щегол (*Carduelis carduelis* L.), чечетка (*Acanthis flammea* L.) и коноплянка (*A. cannabina* L.) питаются семенами хвойных деревьев, а также клена татарского (*Acer tataricum* L.), ясеня высокого (*Fraxinus excelsior* L.), березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.), ольхи клейкой (*Alnus glutinosa* Gaert.), косточками вишни (*Cerasus* Juss.), черешни (*Cerasus avium* L.), терна (*Prunus spinosa* L.), плодами лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.), дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.). Они любят семена щавеля конского (*Rumex confertus* Willd), чертополоха поникшего (*Carduus nutans* L.), глухой крапивы (*Lamium album* L.), лопуха паутинистого (*Arctium tomentosum* Mill.) и семена сорняков. Щегол, коноплянка и снегирь выкармливают птенцов семенами и вегетативными частями травянистых растений; дубонос и чечетка — главным образом насекомыми с небольшой примесью семян. Рассмотрим различия органов пищеварения этих птиц.

Клюв. Бэккер (Böker, 1937), Маршалл (Marshall, 1961), Б. В. Некрасов (1958, 1961, 1964) и другие подробно исследовали клювы насекомоядных и зерноядных птиц. Эти авторы считают, что способы добычи корма во многом определили форму клюва птиц и степень его развития. У стрижа и ласточки клюв короткий, но широкий, что связано с добычей корма в воздухе; у трясогузки белой и скворца обыкновенного — длинный, пинцетообразный, приспособленный к схватыванию корма с травы и земли (табл. 1). У зерноядных клюв приспособлен к добыванию и шелушению твердого зернового корма. У дубоноса и щегла самые длинные клювы извлекательного типа, причем клюв дубоноса приспособлен

к дроблению и извлечению труднодоступных семян костянковых и плодово-ягодных растений. Этим и можно объяснить гипертрофическое развитие клюва дубоноса. Клювы коноплянки, чечетки и снегиря больше приспособлены к собиранию, чем к извлечению корма. Филогенетическое развитие клюва зерноядных шло по пути интенсификации функций органов (Северцов, 1939) или широкой адаптации (Ливанов, 1955).

Таблица 1

Размеры клюва насекомоядных и зерноядных птиц

Вид	n	Длина надклювья от конца до складок рта			Высота надклювья в области ноздрей		
		абсолютная, *мм*		относительная, % к длине тушки	абсолютная, *мм*		относительная, % к длине тушки
		M	Lim		M	Lim	
Насекомоядные							
Стриж черный	6	18,8	18,0—19,5	35,3	1,6	1,5—1,7	3,0
Береговая ласточка	5	12,5	12,0—13,0	30,3	1,8	1,5—2,0	4,3
Трясогузка белая	6	17,0	15,0—18,0	36,9	2,1	2,0—2,5	4,5
Скворец обыкновенный	3	31,5	31,0—32,0	47,0	3,2	3,0—3,5	4,7
Зерноядные							
Дубонос	7	21,7	21,0—22,5	37,0	8,0	7,0—10,0	14,4
Снегирь	7	13,1	12,0—14,9	23,5	5,1	4,5—6,0	9,1
Щегол	5	13,5	12,2—15,0	35,2	3,7	3,0—4,0	9,6
Чечетка	5	10,0	9,8—11,5	28,2	3,8	3,0—4,0	10,1
Коноплянка	3	11,0	11,0—11,0	31,7	3,5	3,0—4,0	10,0

Язык у насекомоядных птиц (стриж и ласточки) относительно невелик. Язык зерноядных активно участвует в шелушении семян, тогда как стрижи и ласточки языком только подхватывают корм, перебрасывают его в глотку и очищают ротовую полость от пищи. Большой язык заполнял бы ротовую полость, используемую в качестве сачка при ловле насекомых. У скворца обыкновенного и трясогузки белой язык длинный и тонкий с длинным продольным желобом и глубокой выемкой полукруглой формы у основания.

Пищевод. Длина пищевода у стрижей 43,0, у ласточек 28,0, у скворцов 59,5, у трясогузок 41,0 *мм*. Он способен растягиваться до 8 *мм* в диаметре, что позволяет глотать крупных насекомых. Зоб у исследованных видов насекомоядных не обнаружен. У снегирей длина пищевода 45,0—49,0 *мм*, имеется четко выраженный зоб (у чечетки и щегла его нет). У чечетки диаметр не заполненного кормом пищевода 2,5 *мм*, заполненного — 11,0 *мм*.

Желудок. Вес железистого и мускульного желудков насекомоядных и зерноядных птиц приведен в табл. 2.

В питании насекомоядных птиц, как отмечалось выше, большое место занимают жесткокрылые (Coleoptera). Пищу птицы глотают целиком, дробится она в мускульном желудке. Гастролитов насекомоядные птицы не используют, поэтому роль мускульного желудка велика, в связи с чем он значительно развит, толщина его стенок у скворцов и стрижей превосходит аналогичный показатель у зерноядных. Среди зерноядных птиц мощными мышцами желудка обладают дубонос и снегирь.

Таблица 2

Некоторые показатели железистого и мускульного желудков насекомоядных и зерноядных птиц

Вид	n	Вес железистого желудка			Вес мускульного желудка			Толщина стенки мускульного желудка		
		абсолютный, *г*		% к весу тушки	абсолютный, *г*		% к весу тушки	абсолютная, *мм*		% к длине тушки
		M±m	σ		M±m	σ		M±m	σ	
Насекомоядные										
Стриж черный	6	0,13±0,010	0,020	0,3	1,16±0,050	0,13	3,0	4,10±0,180	0,39	7,7
Береговая ласточка	5	0,05±0,010	0,010	0,4	0,40±0,010	0,14	3,0	3,80±0,190	0,44	8,9
Трясогузка белая	5	0,05±0,010	0,010	0,2	0,46±0,020	0,54	2,0	3,18±0,210	0,51	6,9
Скворец обыкновенный	3	0,20±0	—	0,5	2,70±0,150	0,26	3,8	6,40±0,600	0,85	10,4
Зерноядные										
Дубонос	7	0,41±0,041	0,110	0,7	1,11±0,110	0,33	2,0	3,68±0,430	0,97	6,4
Снегирь	8	0,17±0,118	0,050	0,5	0,66±0,180	0,49	2,2	4,20±0,370	0,98	7,4
Щегол	5	0,11±0,015	0,033	0,5	0,25±0,025	0,06	1,1	3,10±0,180	0,37	7,1
Чечетка	5	0,09±0,014	0,030	0,6	0,29±0,050	0,12	1,8	3,46±0,300	0,70	9,1
Коноплянка	3	0,12±0,020	0,030	0,6	0,30±0,030	0,05	1,5	2,50±0	—	7,1

Таблица 3

Длина тонкого и толстого отделов кишечника насекомоядных и зерноядных птиц

Вид	n	Весь тонкий кишечник			12-перстная кишка			Тощая кишка			Подвздошная кишка			Прямая кишка		
		в мм		% к длине тушки	в мм		% к длине кишечника	в мм		% к длине кишечника	в мм		% к длине кишечника	в мм		% к длине кишечника
		M±m	σ		M	Lim		M	Lim		M	Lim		M	Lim	
Насекомоядные																
Стриж черный	6	140±2,9	7,2	244	47	42—51	34,6	37	26—44	26,2	40	40—41	28,3	16	15—18	11,3
Береговая ласточка	5	93±2,7	6,1	215	28	24—29	30,1	22	17—30	23,6	33	23—40	35,5	10	8—12	10,8
Трясогузка белая	5	152±7,5	16,8	358	40	35—52	26,3	32	29—42	21,2	62	57—80	40,8	18	15—23	11,8
Скворец обыкновенный	3	308±5,9	10,1	451	65	64—68	21,2	70	63—76	22,8	158	150—170	51,3	15	13—15	4,7
Зерноядные																
Дубонос	7	362±14,5	35,3	596	55	48—65	15,5	93	73—107	25,8	190	140—240	51,8	24	20—30	6,8
Снегирь	8	420±37,3	98,5	818	55	49—72	13,1	111	87—140	26,4	235	192—275	56,0	19	13—23	4,5
Щегол	5	225±18,1	40,3	592	35	29—46	15,4	53	32—75	23,4	124	86—184	54,9	14	10—18	6,3
Чечетка	5	233±20,0	43,0	624	33	27—45	14,2	64	50—80	27,4	122	91—156	52,3	14	11—17	6,1
Коноплянка	3	228±0,9	1,6	647	39	36—41	17,3	62	56—67	27,5	116	115—118	50,2	11	10—13	5,0

Железистый желудок насекомоядных птиц сравнительно невелик: его длина составляет 13,0—16,7% длины тела (у зерноядных — 21,0—30,8%). Особенно сильно развит он у чечеток и дубоносов, меньше — у снегирей и щеглов. Это объясняется тем, что основная пища зерноядных относительно однообразна, малопитательна, требует лучшего усвоения. Толщина стенки железистого желудка у изученных видов 1,0—1,5 *мм*.

Средний и задний отделы кишечника. Средний отдел кишечника насекомоядных птиц (табл. 3) сравнительно укорочен. Число витков тонкой кишки у них меньше, чем у зерноядных: у стрижей и ласточек всего пять витков, у скворцов — девять. У насекомоядных птиц длиннее остальных подвздошная кишка, вторая по длине — двенадцатиперстная (у стрижа, однако, она самая длинная и составляет 88,7% длины тела, а у скворца — самая короткая, как у зерноядных).

Слепая кишка у насекомоядных сильно редуцирована, а у стрижей ее нет. Максимальная общая длина среднего и заднего отделов кишечника у скворцов, минимальная у береговых ласточек (среди насекомоядных птиц). Кишечник у насекомоядных птиц в два раза короче, чем у зерноядных. Слепые кишки зерноядных очень короткие: у дубоноса, снегиря и коноплянки 2,5 *мм*, у щегла — 0,8 *мм*. Длина прямой кишки составляет у чечеток 6,1%, у снегирей — 4,5% общей длины тонкого кишечника.

Тонкую структуру стенок кишечника исследовали у стрижа. Толщина серозной оболочки двенадцатиперстной кишки 0,06, тощей — 0,08, подвздошной — 0,14 и прямой — 0,11 *мм*. Толщина мускульного слоя максимальна в прямой кишке (2,21 *мм*), минимальна — в подвздошной (1,16 *мм*). Толщина подслизистого слоя в прямой кишке 0,24, в подвздошной и двенадцатиперстной 0,19, в тощей 0,16 *мм*. Длина ворсинок максимальна в двенадцатиперстной кишке (13 *мк*), минимальна — в прямой (3,76 *мк*). В двенадцатиперстной каждая ворсинка, начинаясь самостоятельно, затем разветвляется и соединяется с ответвлениями соседних ворсинок. Их расположение напоминает сеть, что увеличивает площадь всасывания.

Что касается секреторного аппарата, то мы исследовали только весовые показатели застенных пищеварительных желез (табл. 4).

Печень у насекомоядных птиц развита сильнее, чем у зерноядных. Наибольший вес печени у скворца и береговой ласточки, из зерноядных — у дубоноса и щегла, наименьший — у снегиря и чечетки. Сильное развитие печени у насекомоядных объясняется, по-видимому, усиленной ее функцией в качестве пищеварительной железы по перевариванию животной пищи. И. П. Павлов (1949) установил, что на мясную пищу у собаки выделяется самое большое количество пищеварительных соков — больше, чем на печеный хлеб или молоко.

Поджелудочная железа, как и печень, больше у насекомоядных птиц, причем наибольший вес этой железы у береговых ласточек. Вес тела у ласточки и у чечетки (из зерноядных) одинаков, а вес печени (в % к весу тушки) у ласточки в четыре раза больше, чем у чечетки. Из зерноядных птиц наибольший вес печени у щегла и наименьший — у дубоноса и чечетки.

Химический процесс пищеварения у насекомоядных птиц локализовался в основном в желудке и двенадцатиперстной кишке и связан с обильным выделением соков застенных пищеварительных желез. У зерноядных процесс пищеварения распространился в пределы тощей и подвздошной кишок и осуществляется с участием микрофлоры. Уже

Таблица 4

Вес печени и поджелудочной железы насекомоядных и зерноядных птиц

Вид	n	Вес печени			Вес поджелудочной железы		
		абсолютный, г		% к весу тушки	абсолютный, г		% к весу тушки
		M±m	σ		M±m	σ	
Насекомоядные							
Стриж черный	6	1,50±0,18	0,05	3,8	0,190±0,010	0,020	0,5
Береговая ласточка	5	0,52±0,02	0,05	4,0	0,100±0,010	0,020	0,8
Трясогузка белая	5	0,86±0,05	0,13	3,9	0,100±0,010	0,020	0,4
Скворец обыкновенный	3	3,23±0,13	0,23	4,3	0,430±0,040	0,060	0,7
Зерноядные							
Дубонос	7	1,46±0,16	0,43	3,2	0,220±0,270	0,070	0,2
Снегирь	8	0,71±0,16	0,42	2,4	0,096±0,230	0,061	0,3
Щегол	5	0,60±0,28	0,63	3,0	0,064±0,0070	0,015	0,4
Чечетка	5	0,35±0,10	0,24	2,5	0,040±0,010	0,030	0,2
Коноплянка	3	0,50±0	—	2,7	0,050±0	—	0,3

накоплен значительный материал по кишечной флоре и связи ее с физиологией пищеварения. По данным Окхи (Ochij et al., 1964) в тонком кишечнике цыпленка через 6—12 часов после его вылупления были обнаружены Streptococcus, Enterobacteriaceae. Micrococcus, Corynebacteriae и т. д. После первого кормления общая численность микробов во всем тонком и толстом отделах кишечника резко увеличилась. Количество различных групп микробов в отделах кишечника возрастает в следующей последовательности: двенадцатиперстная, средняя, прямая и слепая кишка.

Заключение

В филогенезе насекомоядных и зерноядных птиц неравномерность развития отделов пищеварительной системы и компенсация функций выражены довольно отчетливо: у типичных насекомоядных птиц тонкий и толстый отделы кишечника короткие, но это компенсируется удлинением двенадцатиперстной кишки с чрезвычайно сильно развитым всасывающим аппаратом — длинными ветвящимися ворсинками и мощным развитием застенных пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы.

Слабое развитие печени и поджелудочной железы у зерноядных (вьюрковых — Fringillidae) птиц компенсируется очень длинным тонким и толстым отделами кишечника и более сильным развитием железистого желудка; слабое развитие мускульного желудка компенсируется мощным клювом дробящего и шелушащего типа.

ЛИТЕРАТУРА

Ливанов Н. А. 1955. Пути эволюции животного мира. М.

Некрасов Б. В. 1958. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц. Изв. Казан. филиала АН СССР, сер. биол., в. 6.

Его же. 1961. О некоторых особенностях строения языка и подъязычного аппарата вьюрковых птиц. В сб.: «Морфология и экология позвоночных животных». Л.

Его же. 1964. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц (ч. II). В сб.: «Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир». М.

Павлов И. П. 1949. Лекции о работе главных пищеварительных желез. М.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.
Шварц С. С. 1970. Актуальные проблемы учения о популяции и популяционная структура вида. В сб.: «Популяционная структура вида у млекопитающих (Мат-лы к совещ. 25—27 декабря 1970 г.)». М.
Bőker H. 1937. Einführung in die Vergleichende biologische Anatomie der Wierbeltiere, Bd. 2. Jena.
Marshall A. J. (editor) 1961. Biologie and Comparative physiology of Bird V. 1. Sidnei.
Ochi J. et al. 1964. Zbl. für Bacteriologie, Parasitenkunde. Infektioskranheiten und Hygien, v. 193, Bd. 1.

Поступила 12.IV 1971 г.

ADAPTIVE SINGULARITIES OF THE DIGESTIVE SYSTEM OF INSECTIVOROUS AND GRANIVOROUS BIRDS

N. P. Voronov

(Chuvashian Agricultural Institute)

Summary

A comparative-morphological analysis of the digestive system was performed for insectivorous (*Apus apus* L., *Riparia riparia* L., *Motacilla alba* L., *Sturmus vulgaris* L.) and granivorous (*Coccothraustes coccothraustes* L., *Pyrrhula pyrrhula* L., *Carduelis carduelis* L., *Acanthis flammea* L., *A. cannabina* L.) birds. Adaptations of the digestive system to a definite type of fodder were detected. So, in the insectivorous birds the small and large intestines are shortened, but the duodenum is longer and has an extremely developed sucking apparatus (long, branching out fibres), the liver and pancreas are well developed. In the granivorous birds the weak development of the gizzard is compensated by the presence of a strong bill of crushing and shelling type, the weak development of the liver and pancreas — by the developed proventriculus as well as by the elongation of the small and large intestines.